

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Martin Valeček**

Rozšíření, ekologie a příčiny úbytku druhů čeledi *Pyrolaceae*  
Distribution, ecology and causes of decline of species from the family *Pyrolaceae*

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Hana Pánková, Ph.D.

Praha, 2021

**Poděkování:**

Děkuji své školitelce doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D. za odborné vedení, cenné připomínky a vstřícnost během vypracovávání bakalářské práce.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 30. 4. 2021

Podpis

# Obsah

Úvod .....	1
1. Fylogeneze .....	2
2. Mykorhiza.....	3
2. 1. Arbuskulární mykorhiza.....	3
2. 2. Orchideoidní mykorhiza .....	4
2. 3. Erikoidní mykorhiza .....	4
2. 4. Ektomykorhiza .....	4
2. 5. Přechodné typy mykorhiz .....	5
2. 5. 1. Arbutoidní mykorhiza .....	5
2. 5. 2. Monotropoidní mykorhiza.....	5
2. 5. 3. Ektendomykorhiza .....	5
2. 6. Mykotrofie.....	6
2. 6. 1. Mykoheterotrofie .....	6
2. 6. 2. Mixotrofie.....	6
3. Základní charakteristika, ekologie a rozšíření pyroloidů.....	7
3. 1. Zimozelen ( <i>Chimaphila</i> ).....	9
3. 1. 1. Zimozelen okoličnatý ( <i>Chimaphila umbellata</i> ).....	9
3. 2. Jednokvíték ( <i>Moneses</i> ) .....	10
3. 2. 1. Jednokvíték velekvětý ( <i>Moneses uniflora</i> ).....	10
3. 3. Hruštice ( <i>Orthilia</i> ) .....	11
3. 3. 1. Hruštice jednostranná ( <i>Orthilia secunda</i> ).....	11
3. 4. Hruštička ( <i>Pyrola</i> ) .....	11
3. 4. 1. Hruštička menší ( <i>Pyrola minor</i> ) .....	12
3. 4. 2. Hruštička prostřední ( <i>Pyrola media</i> ).....	12
3. 4. 3. Hruštička zelenokvětá ( <i>Pyrola chlorantha</i> ).....	12
3. 4. 4. Hruštička okrouhlolistá ( <i>Pyrola rotundifolia</i> ).....	13
3. 5. Shrnutí.....	13
4. Kultivace in vitro .....	14
5. Příčiny úbytku druhů a možnosti ochrany pyroloidů .....	15
6. Diplomová práce .....	16
Závěr .....	17
Použitá literatura.....	18
Webové zdroje .....	20

## Abstrakt

Čeleď *Pyrolaceae* (pyroloidy) zahrnuje skupinu stálezelených bylin či polokeřů rostoucí ve světlých jehličnatých, zejména borových lesích severní polokoule. Jejich typickými znaky jsou mykoheterotrofie a mixotrofie. V raných fázích vývoje využívají mykoheterotrofii k získu potřebných látek, protože semena neobsahují dostatek látek ke klíčení. Dospělé rostliny poté přechází na mixotrofii nebo autotrofii, kromě *P. aphylla*. Mixotrofie umožňuje pyroloidům kombinovat anorganický zisk uhlíku získaný při fotosyntéze a organický od symbiotické houby. Mixotrofie této čeledi může značně ovlivňovat ostatní druhy rostlin rostoucí v její blízkosti přes myceliální sítě mykorhizních hub a přispívat k ovlivnění struktury společenstva. Všechny pyroloidy se v současnosti řadí mezi ohrožené anebo značně ubývající druhy u nás i ve světě. Tato bakalářská práce formou literární rešerše shrnuje zjištěné znalosti o pyroloidech v oblasti fylogeneze, mykorhizní symbiózy, ekologii, rozšíření a in vitro kultivace. V poslední kapitole se věnuji příčinám úbytku a možnostem ochrany pyroloidů.

Klíčová slova: *Pyrolaceae*, mixotrofie, mykoheterotrofie, ektomykorhiza, *Pyrola*, *Chimaphila umbellata*, *Moneses*, *Orthilia*

## Abstract

The family *Pyrolaceae* (pyroloids) includes the group of evergreen herbs or subshrubs growing in coniferous, especially in pine forest of the northern hemisphere. Their typical features are mycoheterotrophy and mixotrophy. In the early stage of development the mycoheterotrophy is used to obtain the necessary resources because the seeds do not contain enough substances to germinate. Adult plants then switch to mixotrophy or autotrophy, except *P. aphylla*. Mixotrophy allows pyroloids to combine inorganic carbon gain obtained from photosynthesis and organic carbon from symbiotic fungi. Mixotrophy of this family can significantly affect other plant species growing in its vicinity through mycelial networks of mycorrhizal fungi and contribute to affecting the structure of the community. At the present, all pyroloids are among the endangered or declining species in our country and in the world. This bachelor project summarizes the knowledge about pyroloids in the field of phylogeny, mycorrhizal symbiosis, ecology, distribution and in vitro cultivation in the form of literature research. In the last chapter I deal with the causes of decline and the possibilities of pyroloid protection.

Key words: *Pyrolaceae*, mixotrophy, mycoheterotrophy, ectomycorrhiza, *Pyrola*, *Chimaphila umbellata*, *Moneses*, *Orthilia*

# Úvod

Čeleď *Pyrolaceae* (hruštičkovité) je tvořena 4 rody, které zahrnují stálezelené byliny či polokeře vyskytující se v mírném pásu a subarktické až arktické zóně severní polokoule ve světlých jehličnatých obvykle boreálních, výjimečně i v listnatých lesích. V současnosti se *Pyrolaceae* (hruštičkovité) řadí do čeledi *Ericaceae* (Anderberg, 1993) jako podčeleď *Pyroloideae*, ale v nejnovějším vydání Klíč ke květeně České republiky (2019) je *Pyrolaceae* stále považována za samostatnou čeleď.

Nejpočetnějším rodem čeledi *Pyrolaceae* je *Pyrola* (hruštička), která zahrnuje cca 30 druhů, následuje rod *Chimaphila* (zimozelen) s 5 druhy a 2 monotypické rody *Moneses* (jednokvítek) a *Orthilia* (hruštice). V České republice se vyskytuje zástupce z každého rodu čeledi *Pyrolaceae*, ale většina z nich patří mezi kriticky ohrožené anebo značně ubývající druhy naší květeny (Grulich and Chobot, 2017).

Typickými znaky této čeledi jsou mykoheterotrofie a mixotrofie (Tedersoo et al., 2007, Massicotte et al., 2008, Hynson et al., 2009). Mykoheterotrofie se uplatňuje v raných fázích života rostlin čeledi *Pyrolaceae* k získu organického uhlíku od symbiotických hub (Leake, 2004). Mixotrofie umožňuje rostlinám kombinovat autotrofní a heterotrofní výživu. Heterotrofní výživa je zajištěna symbiotickými houbami, které jsou v symbiotickém vztahu s dalšími rostlinami např. borovicemi a dodávají rostlině potřebné látky zejména uhlík a dusík. V podstatě se jedná o částečně parazitický vztah (Selosse and Roy, 2009).

Během posledního století byly populace čeledi *Pyrolaceae* ve světě značně zredukovány. Za posledních sto let se udává, že v některých částech areálu se populace rostlin čeledi *Pyrolaceae* snížila až o 80%. Nejčastěji se udává, že hlavní příčinou úbytku pyroloidů je změna v managementu obhospodařování lesů nebo zvýšené množství emisí dusíku a síry (Lundell et al., 2015). Ale i v dnešní době stále dochází k značným úbytkům pyroloidů v České republice i ve světě, a proto se stále více výzkumů zaměřuje právě na tyto ohrožené druhy.

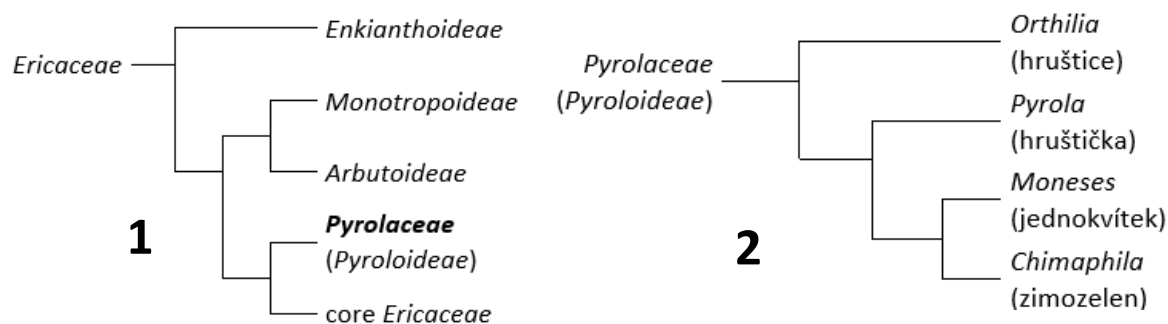
Tato práce se zaměří na souhrn získaných informací o mykorhizní symbióze, rozšíření a ekologii čeledi *Pyrolaceae* a jejich zástupců, pokusí se zjistit a vysvětlit příčiny značného úbytku těchto rostlin v České republice i jinde ve světě a přispět k nalezení možností ochrany těchto druhů se zaměřením na *Chimaphila umbellata* (zimozelen okoličnatý).

# 1. Fylogeneze

Zařazení čeledi *Pyrolaceae* v rámci fylogenetického stromu je složité, jelikož mnoho vědců na ni mělo odlišný pohled. I s pomocí dnešních molekulárních metod nebyl tento problém uspokojivě vyřešen. Hlavní problém spočívá v nejasné fylogenetické příbuznosti k čeledi *Ericaceae*. Podle starších autorů byla čeleď *Pyrolaceae* považována za součást čeledi *Ericaceae* (Stevens, 1971). Drude (1889) a Cronquist (1981) ji vyčlenily z *Ericaceae* a považovali ji za samostatnou čeleď. V současnosti jsou opět součástí *Ericaceae* (Anderberg, 1993). (Schwery et al., 2015, Freudenstein et al., 2016) se domnívali, že *Pyroloideae* jsou sesterskou skupinou *Arbutoideae* a *Monotropeae* a společně jsou sesterské ke zbývajícím *Ericaceae* kromě *Enkianthoideae*, ale podle novější studie (Rose et al., 2018) má *Pyrolaceae* (podčeleď *Pyroloideae*) blíže k jádrovým skupinám *Ericaceae* než *Arbutoideae* a *Monotropeae* (Obr. 1).

Ani zařazení jednotlivých rodů v rámci *Pyrolaceae* není úplně jednoznačné. Největší problémem byl vztah rodů *Orthilia* (hruštice) a *Pyrola* (hruštička). Ve starších studiích považují rody *Orthilia* a *Pyrola* za sesterskou skupinu (Freudenstein, 1999), ale v současnosti se rod *Orthilia* uvádí jako sesterská ke všem ostatním rodům čeledi *Pyrolaceae* a rod *Pyrola* je sesterská ke kladu *Chimaphila* (zimozelen) a *Moneses* (jednokvítok) (Liu et al., 2010), viz. (Obr. 2). Rody *Chimaphila* a *Moneses* byli považováni za sesterské již na základě morfologických znaků, protože mají hodně společných synapomorfii např. jednoduché květy, kolpátní pyl a úplná dehiscence tobolek. Fylogenetické analýzy příbuznost těchto dvou rodů potvrdili (Liu et al., 2011).

I přes obtížné a často se měnící zařazení čeledi *Pyrolaceae* ve fylogenetickém stromě, se zdá, že se jedná o monofyletickou čeleď, což podporují hlavně dva synapomorfní znaky: polokeř či bylina a chloripetální květy (Liu et al., 2011).



**Obr. 1.** Přehled fylogenetických vztahů čeledi *Pyrolaceae* v rámci *Ericaceae* podle studie (Rose et al., 2018). Mezi core *Ericaceae* se řadí podčeledi: *Cassiopoideae*, *Ericoideae*, *Harrimanelloideae*, *Styphelioideae* a *Vaccinioideae*.

**Obr. 2.** Přehled fylogenetický vztahů jednotlivých rodů v rámci čeledi *Pyrolaceae* (*Pyroloideae*) podle studie (Liu et al., 2011).

## 2. Mykorhiza

Mykorhiza je jedna z nejstarších a nejrozšířenějších symbióz, které najdeme u většiny suchozemských rostlin. Jedná se o asociaci specializovaných symbiotických hub a kořenů rostlin. Houba dodává rostlině vodu a minerální látky, které jsou pro rostlinu špatně přístupné, a rostlina na oplátku dodává houbě uhlíkaté látky (produkty fotosyntézy) (Facelli et al., 2009). Mykorhizu obvykle dělíme na 2 základní typy podle způsobu kolonizace kořenů rostlin houbovými hyfami: endomykorhizu a ektomykorhizu (Alizadeh, 2011). Endomykorhizní houby pronikají do buněk kořene hostitelské rostliny na rozdíl od ektomykorhizních hub, které kolonizují jenom mezibuněčné prostory. Mezi endomykorhizní typ symbiózy řadíme arbuskulární, orchideoidní a erikoidní mykorhizu (Gianinazzi-Pearson and Diem, 1982). Potom ještě rozeznáváme tzv. přechodné typy mykorhiz např. ektendomykorhiza, arbutoidní nebo monotropoidní mykorhiza, které mají znaky ekto- i endomykorhizy (Smith, 2008).

Společným rysem všech rostlin čeledi *Pyrolaceae* (dále jen pyroloidy) je mykoheterotrofie v raných fázích jejich vývoje – klíčení (Leake, 2004). Pyroloidy mají prachová semena, která jsou velmi malá a lehká, vyznačují se nedostatkem endospermu, a proto je pro vyklíčení nezbytné získat uhlík z jiného zdroje, což umožňuje právě mykoheterotrofie (Selosse and Roy, 2009) až do prvních listů, které umožní rostlině přejít postupně na fotosyntézu, a přesto obvykle v dospělosti stále zachovávají částečnou mykoheterotrofii (Hynson et al., 2009). Naopak dospělé rostliny zauímají celé spektrum trofických nik od autotrofie k mixotrofii (Tedersoo et al., 2007, Zimmer et al., 2007) až po úplnou mykoheterotrofii u *P. aphylla* (Hynson et al., 2009).

Pyroloidy jsou pravděpodobně schopni asociovat s endofytickými, ektomykorhizními, erikoidními i arbutoidními druhy hub, které patří k *Ascomycota* (vřeckovýtrusé houby) a *Basidiomycota* (stopkovýtrusé houby) (Tsuyuzaki et al., 2005, Massicotte et al., 2008, Tedersoo et al., 2007) a stopkovýtrusé houby většinou zároveň tvoří ektomykorhizu se stromy (Zimmer et al., 2007). Obvykle se u pyroloidů nejedná o symbiotický vztah, ale spíše parazitický, protože jsou schopni tzv. mixotrofie nebo-li částečné mykoheterotrofie. Jedná se o vztah, kdy rostliny kombinují fototrofní a heterotrofní výživu uhlíku. Rostliny jsou schopné získávat uhlík při fotosyntéze, ale zároveň jsou schopné je získat paraziticky od symbiotické houby (Selosse and Roy, 2009). Pyroloidy jsou schopni získat až 67,5 % uhlíku od symbiotické houby (Tedersoo et al., 2007). Předpokládá se, že schopnost mixotrofie u pyroloidů mohla vzniknout jako reakce na špatné světelné podmínky (Selosse and Roy, 2009).

### 2. 1. Arbuskulární mykorhiza

Arbuskulární mykorhiza (AM) je nejstarším a nejběžnějším typem mykorhizní symbiózy, kterou tvoří houby oddělení *Glomeromycota* s většinou krytosemenných a nahosemenných rostlin a kapradňorostů (Facelli et al., 2009). Tento druh endomykorhizní symbiózy získal svůj název podle

specializovaných struktur – arbuskulů. Arbuskuly jsou bohatě větvené útvary vytvářející se v buňkách kůry kořene a zajišťují výměnu látek a informací mezi rostlinou a houbou (Alizadeh, 2011). Po dlouhou dobu se užíval také název vezikulo-arbuskulární mykorhiza (VAZ) podle další specializované struktury – vezikuly, ale jelikož vezikuly tvoří všechny druhy hub tvořící tento druh symbiózy, tak se tento název přestal užívat. Vezikuly jsou kulovité nebo soudečkovité útvary vznikající rozšířením hyfy a mají pravděpodobně zásobní funkci (Smith, 2008). Tento druh symbiózy pyroloidy nevytváří.

## 2. 2. Orchideoidní mykorhiza

Orchideoidní mykorhiza (OM) se vyvinula pouze jednou u čeledi *Orchidaceae* (vstavačovitě). Mykorhizu tvoří se stavačovými rostlinami houby z oddělení *Basidiomycota*. Jedná se o další typ endomykorhizní symbiózy. Nejedná se o mutualistický vztah jako v případě AM, ale spíše parazitický alespoň v raných fázích vývoje. Vstavačovité rostliny jsou na OM natolik závislé, že bez ní nedokážou přežít. Jejich semena neobsahují dostatek zásobních látek k vyklíčení, a proto potřebují k svému vývoji symbiotickou houbu. Dospělé zelené rostliny potom můžou plně přejít na autotrofii nebo mixotrofii, ale nezelené rostliny zůstávají nadále plně mykoheterotrofní. OM tvoří v buňkách kůry kořene „klubka hyf“ tzv. smotky (pelotony), které jsou charakteristické pro tento druh symbiózy (Rasmussen and Rasmussen, 2009, Smith, 2008). U pyroloidů se OM nevyskytuje.

## 2. 3. Erikoidní mykorhiza

Erikoidní mykorhiza (ERM) je posledním typem endomykorhizy a je typická pro čeleď *Ericaceae* (vřesovcovité), které zahrnují i pyroloidy. ERM pomáhá prosperovat vřesovcovitým rostlinám i na kyselých půdách s nízkým obsahem živin a minerálních látek. Symbiózy se účastní především houby z oddělení *Ascomycota*, které svými hyfami nahrazují kořenové vlášení u *Ericaceae*. Hyfy *Ascomycot* pronikají zejména do rhizodermis a jenom výjimečně až do kůry kořene. V buňkách rhizodermis podobně jako OM houby tvoří hyfová klubíčka (Smith, 2008).

Velká evoluční úspěšnost *Ericaceae* kolonizovat stanoviště s vysokými stresovými podmínkami spočívá v jedinečných schopnostech erikoidních hub (Cairney and Meharg, 2003, Smith, 2008). Erikoidní houby produkují řadu hydrolytických a oxidačních enzymů, které pomáhají mobilizovat živiny z organických sloučenin v půdě (Cairney and Burke, 1998). Mezi ně patří např. proteázy a fosfatázy, které pomáhají hostiteli získávat dusík a fosfor (Bajwa et al., 1985, Myers and Leake, 1996, Kerley and Read, 1997).

## 2. 4. Ektomykorhiza

U ektomykorhizy (EM) na rozdíl od předchozích typů nepronikají hyfy do buňky kořene, ale pouze do mezibuněčných prostor rhizodermis a kůry kořene, kde vytváří tzv. Hartigovu síť. Hartigova síť zprostředkovává výměnu látek mezi houbou a rostlinou. Na povrchu kořene vytváří zmeť hyf tzv.



hyfový plášť. Mimo kořenový systém vybíhá extraradikální mycelium, které zvyšuje plochu, odkud rostliny mohou přijímat živiny, ale zároveň dochází k zastavení růstu kořenového vlášení – dochází k výrazným morfologickým změnám kořene, čímž se snadno rozpozná od ostatních typů mykorrhizy. Ektomykorrhizní symbiózy se účastní houby především z oddělení *Ascomycota*, *Basidiomycota* a v menším zastoupení i houby z oddělení *Glomeromycota* (Smith, 2008).

EM je typická pro většinu temperátních a boreálních dřevin, ale hojně se vyskytuje i u pyroloidů. Pyroloidy vytváří EM s velkým množstvím druhů ektomykorrhizních hub s určitou preferencí rodu *Tricholoma* (tento rod hub nebyl v dalších studiích zaznamenán), *Russula* (holubinka), *Cortinarius* (pavučinec), *Inocybe* (vláknice), *Tomentella* (vatička), rod erikoidních hub *Meliniomyces* a čeleď kortikoidních hub *Atheliaceae* (kornatečkovité), zejména rod *Piloderma* (kornatečka) (Tedersoo et al., 2007, Matsuda et al., 2012, Holen, 2014, Johansson et al., 2017, Hynson et al., 2015). Tyto získaná data o specifitě mykorrhizních hub u pyroloidů je potřeba brát s určitou rezervou, protože ve většině studiích bylo poměrně málo vzorků a velké množství vzorků hub se ani nepodařilo identifikovat. Je dost pravděpodobné, že i každý druh pyroloidů může mít své vlastní specifické mykorrhizní symbionty a složení mykorrhizních symbiontů se může měnit v průběhu jejich ontogenetického vývoje.

## 2. 5. Přechodné typy mykorrhiz

Mezi přechodné typy mykorrhiz řadíme arbutoidní, monotropoidní mykorrhizu a ektendomykorrhizu. Přechodné typy mykorrhiz mají znaky arbuskulární mykorrhizy i ektomykorrhizy.

### 2. 5. 1. Arbutoidní mykorrhiza

Arbutoidní mykorrhiza je specializovaný typ mykorrhizy vyskytující se pouze u čeledi *Ericaceae*. Symbiotické houby arbutoidní mykorrhizy patří mezi *Basidiomycota*, které vytvářejí Hartigovu síť, ale zároveň houbové hyfy pronikají do buněk kůry kořene a kolem kořene mohou nebo nemusí vytvářet hyfový plášť (Smith, 2008). I u rostlin pyroloidů byla pozorována arbutoidní mykorrhiza, ale není příliš běžná (Zimmer et al., 2007, Massicotte et al., 2008).

### 2. 5. 2. Monotropoidní mykorrhiza

Monotropoidní mykorrhiza se vyskytuje u podčeledi *Monotropoideae* (hnilákovité), která je rovněž součástí *Ericaceae*. Monotropoidní mykorrhizu tvoří houby z oddělení *Basidiomycota*, vytváří Hartigovu síť, hyfový plášť a pronikají do buněk kořene. Jedná se o specializovaný typ mykorrhizy, kdy rostlina parazituje na houbě. Rostliny podčeledi *Monotropoideae* jsou nezelené rostliny, které jsou závislé na symbiotické houbě, která tvoří mykorrhizní symbiózu s dalšími rostlinami (Smith, 2008). Pyroloidy monotropoidní mykorrhizu netvoří.

### 2. 5. 3. Ektendomykorrhiza

Ektendomykorrhiza je další typ mykorrhizy, které se účastní symbiotické houby z oddělení *Ascomycota* a *Basidiomycota*, které jsou také pravděpodobně schopné tvořit ektomykorrhizu. Jedná se

vlastě o ektomykorhizu, ale zároveň dochází k pronikání hyf do buněk kůry kořene. Vyskytuje se v raných ontogenetických stádiích u nahosemenných i krytosemenných rostlin, které v dospělosti běžně tvoří ektomykorhizu (Smith, 2008). Pyrolويدy ektendomýkorhizu netvoří, alespoň se o tom nikde nepíše.

## 2. 6. Mykotrofie

Mykotrofii můžeme rozdělit na mykoheterotrofii a částečnou mykoheterotrofii nebo-li mixotrofii. Mykoheterotrofii využívají nezelené rostliny, které ztratily schopnost získat uhlík fotosyntézou a jejich jedinou možností je získat uhlík od houby, na které parazitují. Mixotrofie umožňuje rostlinám získávat uhlík pomocí fotosyntézy a zároveň ho přijímat heterotrofně od symbiotické houby (Selosse and Roy, 2009). V současné době toho o biologii mykoheterotrofních a mixotrofních rostlin stále moc nevíme, pravděpodobně kvůli vysoké obtížnosti studia tohoto fenoménu (Merckx, 2012) a jejich nesnadné kultivaci v in vitro podmínkách. Jediná čeleď, která má poměrně dobře prozkoumanou mykoheterotrofii a mixotrofii, jsou vstavačovité (*Orchidaceae*), ale nevíme, jestli se výsledky z této čeledi dají zobecnit i na jiné mykotrofní druhy (Figura et al., 2019).

### 2. 6. 1. Mykoheterotrofie

Mykoheterotrofie je zvláštní případ symbiózy, kdy rostlina parazituje na houbě. Rostlina dostává od houby kromě vody a minerálních látek i uhlíkaté látky, které houba dostává od jiných fotosyntetizujících rostlin, se kterými tvoří mykorhizní symbiózu (Selosse and Roy, 2009). U většiny druhů rostlin využívající mykoheterotrofii se vyvinula asociace se specifickými symbiotickými houbami. Mykoheterotrofie je u rostlin doprovázena značnou až úplnou redukcí listů i kořenů (Smith, 2008). Mykoheterotrofie se vyvinula nezávisle v různých rostlinných liniích (Merckx, 2012) u více než 400 druhů rostlin – zejména u čeledi *Orchidaceae* a v raných fázích vývoje rostlin i u čeledi *Pyrolaceae* (Leake, 2004, Leake, 1994).

Mykoheterotrofie je u pyroloidů nepostradatelná při klíčení a vývoji semen (Leake, 2004), protože mají prachová semena, která jsou velmi malá, lehká a nemají dostatek endospermu. Pro klíčení je nezbytný získat uhlík, což umožňuje právě mykoheterotrofie. V dospělosti se mykoheterotrofie zachovává pouze u *P. aphylla*, ostatní pyrolويدy jsou autotrofní nebo mixotrofní. U mykoheterotrofie je pravděpodobně kladen větší důraz na specifitu mykorhizních symbiotických hub než u mixotrofie (Bruns et al., 2002).

### 2. 6. 2. Mixotrofie

Mixotrofie nebo-li částečná mykoheterotrofie je zvláštní případ mykoheterotrofie, vyskytující se u zelených rostlin. Mixotrofie umožňuje rostlinám získávat uhlík pomocí fotosyntézy a zároveň ho přijímat heterotrofně od symbiotické houby. Typickými zástupci schopné mixotrofie jsou planktonní řasy (Havskum and Riemann, 1996), u kterých byla již dobře prozkoumána, ale až v poslední době se

zjistilo, že mixotrofie se vyskytuje hojně i u suchozemských rostlin (Selosse and Roy, 2009) jako čeledi *Orchidaceae* a *Ericaceae* (Tedersoo et al., 2007, Zimmer et al., 2007). Závislost těchto druhů rostlin na mixotrofii může být velmi variabilní a to i v rámci jednoho druhu od téměř nezávislých rostlin, které získávají uhlík od houby výjimečně až po závislé, kdy rostlina získává až 85% uhlíku skrz symbiotickou houbu (Selosse and Roy, 2009). I přes podobné životní strategie čeledí *Orchidaceae* a *Pyrolaceae*, se předpokládá, že mixotrofie u těchto čeledí využívá odlišné cesty k získání uhlíkatých látek od symbiotických hub (Tedersoo et al., 2007).

Mixotrofie je důležitým znakem vyskytující se u většiny pyroloidů zejména u rodů hruštička (*Pyrola*) a hrušnice (*Orthilia*). Mixotrofie je důležitá pro přísun uhlíku, jehož dostatečný přísun není vždy pokryt fotosyntézou a část musí získávat od symbiotické houby. Mixotrofie u této čeledi je pravděpodobně adaptace na stanoviště v borových lesích, kde nedopadá dostatečné množství světla, aby rostlina pokryla své nároky fotosyntézou (Selosse and Roy, 2009, Bidartondo et al., 2004). Mixotrofní rostliny bývají zvýhodněny příjmem uhlíku a dusíku poskytovaným houbou oproti ostatním autotrofním rostlinám, ale neplatí to vždy (Zimmer et al., 2007). Ve studii (Lallemand et al., 2017) prokázali, že míra mixotrofie u pyroloidů se zřejmě nemění s věkem pletiva ani s množstvím dopadajícího světla v průběhu roku na rozdíl od mixotrofních orchidejí. Předpokládá se, že mixotrofie u pyroloidů pravděpodobně využívá odlišné mechanismy k získání uhlíkatých látek než je tomu u čeledi *Orchidaceae*.

### 3. Základní charakteristika, ekologie a rozšíření pyroloidů

Pyroloidy jsou stálezelené byliny nebo polokeře rostoucí v nížinách až pahorkatinách ve světlých nebo polostinných jehličnatých, listnatých anebo smíšených lesích v mírném a boreálním pásmu severní polokoule v Severní Americe, Evropě a Asii. Pyroloidy zahrnují 4 rody – zimozelen (*Chimaphila*), jednokvítka (*Moneses*), hrušnice (*Orthilia*) a hruštička (*Pyrola*). Většina pyroloidů upřednostňuje vlhká či podmáčená stanoviště s výjimkou zimozelenu okoličnatého (*Chimaphila umbellata*) a hruštičky zelenokvěté (*Pyrola chlorantha*), jenž preferují spíše sušší stanoviště (Hejný, 1990). Pyroloidy často mohou fungovat jako pionýrské druhy a osidlovat stanoviště v brzkém sukcesním stadiu jako jsou bývalé vytěžené lomy za předpokladu, že stanoviště je nejdříve osídleno dřevinami a zejména symbiotickými houbami.

Pro všechny pyroloidy je typická mykoheterotrofie v jejich raných fázích vývoje (Leake, 2004). V dospělosti přechází na autotrofii nebo mixotrofii v závislosti na druhu s výjimkou *P. aphylla*, která zůstává mykoheterotrofní i během dospělosti. Pyroloidy mají prachová semena, která jsou velmi malá, lehká a mají velmi malý endosperm s nedostatečnými zásobami lipidů a bílkovin (Fürth, 1920, Christoph, 1921, Lück, 1940), a proto je pro klíčení nezbytné získat potřebné látky jinou cestou, což umožňuje právě mykoheterotrofie. Byl také zjištěn významný pozitivní vliv na klíčení v blízkosti

dospělých rostlin, než kde se dospělí nenacházeli, což může být způsobeno přítomností specifických mykorhizních hub potřebných k vyklíčení. Pyroloidy byly negativně ovlivněny vysokým obsahem živin v půdě, což svědčí o jejich přizpůsobení na chudé substráty. Byl rovněž pozorován pozitivní účinek na klíčení semen při vysokém pH půdy u většiny pyroloidů (Johansson and Eriksson, 2013), ale všechny tyto poznatky je potřeba ještě potvrdit.

Jelikož pyroloidy mají prachová semena s malým množstvím endospermu a k jejich úspěšnému klíčení je potřeba symbiotická houba, se pyroloidy pomocí semen šíří spíše výjimečně, a proto u nich převažuje vegetativní rozmnožování (Fürth, 1920). Vegetativní rozmnožování umožňuje pyroloidům šířit se pouze na velmi krátké vzdálenosti do vzdálenosti několika metrů od mateřské rostliny. I přesto, že k šíření pomocí semen téměř nedochází, jejich lehká a malá semena mohla být adaptací pro šíření na větší vzdálenosti, ale vzhledem k předpokládanému úbytku specifických mykorhizních symbiontů a nedostatek vhodných stanovišť ke kolonizaci, nedokážou semena vyklíčit a zakládat nové populace.

Většina pyroloidů kvetou od června do srpna. Morfologie květů a květenství je mezi pyroloidy značně variabilní od jednotlivých květů u jednokvítku (*Moneses*) až po hroznovitá květenství u hruštičky (*Pyrola*) (Hejný, 1990). Násada květů je vyšší ve světlejších prostředích, v lokalitách s nedostatkem světla pyroloidy téměř nekvětou (Lundell et al., 2015). Jejich květy jsou entomogamní opylované především čmeláky. Nejjednodušší a nejméně specifický systém opylení má zimozelen okoličnatý (*Chimaphila umbellata*), který je opylován sběrači nektaru. Hruštica jednostranná (*Orthilia secunda*) tvoří přechod mezi jednoduchým a specializovanějším opylovacím systémem – kombinuje opylování sběrači nektaru a buzz-pollination. Všechny ostatní pyroloidy mají pokročilejší systém opylení tzv. buzz-pollination (Knudsen and Olesen, 1993). Kromě entomogamie se u pyroloidů pravděpodobně uplatňuje i autogamie. Plodem je tobolka, ve které na podzim dozrávají semena (Hejný, 1990).

Dospělé rostliny pyroloidy jsou často mixotrofické, což jim pravděpodobně umožnilo kolonizovat prostředí stinných lesů, protože vykazují nízkou fotosyntetickou aktivitu v přirozených stinných podmínkách (Isogai et al., 2003). Mixotrofní pyroloidy jsou na rozdíl od mixotrofních orchidejí hojně a stálezelené rostliny, a proto mohou mít mnohem větší ekologický dopad prostřednictvím mixotrofie na fungování lesního společenstva, než se předpokládalo (Tedersoo et al., 2007). I přes mnohé studie zabývající se mixotrofií u pyroloidů, stále nevíme, jakým mechanismem u nich mixotrofie funguje. Předpokládá se, že pyroloidy při mixotrofii využívají odlišné mechanismy zisku uhlíkatých látek než mixotrofní orchideje.

V dalších podkapitolách se zabývám všemi pyroloidy rostoucí v České republice. Všechny pyroloidy rostoucí v České republice jsou v současné době značně ohrožené a silně ubývající druhy naší květeny (Grulich and Chobot, 2017). Jejich rozšíření u nás je dosti roztroušené a ani není známo, kde se skutečně nacházejí, protože neexistuje mnoho novějších záznamů a již známa místa nejsou obvykle pravidelně navštěvována. V podkapitolách se zaměřuji zejména na jejich ekologické faktory, současné

rozšíření a aktuální stupeň jejich ohrožení. Pouze u zimozelenu okoličnatého (*Chimaphila umbellata*) jsou přidány další podrobnější informace, jelikož bude předmětem mojí diplomové práce.

### 3. 1. Zimozelen (*Chimaphila*)

Zimozelen (*Chimaphila*) je rod z čeledi *Pyrolaceae*. Zahrnuje celkem 5 druhů: *Chimaphila menziesii* vyskytující se v západní části Severní Ameriky, *Chimaphila maculata* rostoucí zejména ve výhodní části Severní Ameriky, ale částečně zasahuje do Mexika a střední Ameriky, *Chimaphila umbellata* rostoucí v mírném pásmu na severní polokouli a 2 endemické druhy východní Asie *Chimaphila japonica* a *Chimaphila monticola* (Liu et al., 2013). Jedná se o stálezelené byliny či polokeře s plazivým oddenkem nacházející se v jehličnatých a listnatých lesích severní polokoule. Schopnost mixotrofie nemá u zimozelenu asi zásadní význam (Lallemant et al., 2017).

#### 3. 1. 1. Zimozelen okoličnatý (*Chimaphila umbellata*)

**Popis:** Zimozelen okoličnatý (Obr. 3) je stálezelený nízký polokeř, rostoucí v nížinách až pahorkatinách obvykle ve světlých jehličnatých lesích, kde převažuje borovice lesní (*Pinus sylvestris*), travník Schreberův (*Pleurozium schreberi*) a v blízkosti stanoviště zimozelenu se často nachází určitý druh listnáče, nejčastěji dub (*Quercus*). Lodyha je vzpřímená, 10-25 cm vysoká. Listy jsou nahloučené do zdánlivých přeslenů, kopinaté až úzce obvejčité, kožovité, na okrajích ostře pilovité. Květenství tvoří 4-7květý chocholík. Korunní lístky jsou bílé až narůžovělé. Plodem je tobolka. Kveté od června do srpna (Hrouda, 2002). Roste v písčitých a odvodněných půdách s nízkým obsahem živin, zejména dusíku (Holen, 2014). Zimozelen okoličnatý vytváří podzemní kořenové stonky (oddenky), kterými se rozmnožuje klonálně (Zobel and Antos, 1987), a proto může být jediná populace zimozelenu tvořena pouze jedinou rostlinou a vytvářet tzv. polykormon.



**Obr. 3.** Zimozelen okoličnatý (*Chimaphila umbellata*), VKP Zimozelen, 13. 11. 2020, foto: Martin Valeček

**Mykorrhiza:** U zimozelenu okoličnatého byla pozorována arbutoidní, erikoidní a ektomykorrhizní symbióza, ale u většiny zkoumaných vzorků rostlin nebyl pozorován žádný druh mykorrhizy (Massicotte et al., 2008), což může znamenat, že zimozelen okoličnatý je primárně autotrofní (Hynson et al., 2013, Johansson et al., 2014) a nevyužívá mixotrofii v takové míře jako ostatní pyroloidy, a proto se předpokládá, že zimozelen je spíše fakultativně mixotrofní (Tedersoo et al., 2007). Zimozelen okoličnatý pravděpodobně nejčastěji tvoří arbutoidní mykorrhizu, což potvrzují nejčastěji pozorované morfologické znaky jako Hartigova síť, pronikání houbových hyf do buněk kořene a tenký nebo žádný hyfový plášť (Massicotte et al., 2008). Většina identifikovaných druhů hub patří mezi

ektomykorhizní druhy hub např. *Tricholoma* (čirůvka), *Piloderma* (kornatečka), *Cortinarius* (pavučinec), *Inocybe* (vláknice), *Tomentella* (vatička) a rod erikoidních hub *Meliniomyces* (Tedersoo et al., 2007, Johansson et al., 2017, Holen, 2014). Vysoká rozmanitost ektomykorhizních hub má silný pozitivní vliv na klíčení semen zimozelenu (Johansson et al., 2017).

**Rozšíření:** Zimozelen okoličnatý má tzv. cirkumpolární rozšíření, vyskytuje se na severní polokouli ve střední a severní Evropě, na Sibiři a v Severní Americe (Hejný, 1990). V České republice se v současnosti vyskytuje pouze na jedné až dvou desítkách míst obvykle s méně než 100 jedinci. Největší populace zimozelenu u nás se nachází ve VKP Zimozelen u Plchůvek nedaleko Chocně, kde roste několik stovek jedinců ze 3 populací. Nejrozšířenější areál populace zimozelenu u nás se nachází v okolí Říkonína nedaleko Brna, kde se nachází 7 oddělených lokalit s výskytem zimozelenu i dalšími druhy pyroloidů (Web1, Web 2).

**Ohrožení a ochrana:** V současné době se jedná o značně ubývajícím druh v ČR i jinde ve světě. V České republice je řazen mezi kriticky ohrožené druhy naší květeny (C1) a je zákonem chráněný (Grulich and Chobot, 2017). Na Slovensku se tento druh řadí do kategorie ohrožených druhů (Web3).

### 3. 2. Jednokvítek (*Moneses*)

Jednokvítek je monotypický rod čeledi *Pyrolaceae*. Jedná se o stálezelené byliny s plazivým oddenkem rostoucí v mírném až boreálním pásmu severní polokoule převážně v jehličnatých lesích (Hejný, 1990, Hrouda, 2002). Jednokvítek tvoří mykorhizní symbiózu zejména s kortikoidní čeledí hub *Atheliaceae* (kornatečkovité), zejména se dvěma rody *Tylospora* (kornatečka) a *Amphinema* (pavučiník) (Hynson et al., 2015). Schopnost mixotrofie se u jednokvítku moc neuplatňuje (Lallemand et al., 2017).



**Obr. 4.** Jednokvítek velekvětý (*Moneses uniflora*), foto: Petr Krása (Web13)

#### 3. 2. 1. Jednokvítek velekvětý (*Moneses uniflora*)

Jednokvítek velekvětý (Obr. 4) je nenápadná vytrvalá bylina dorůstající až 15 cm. Roste hlavně na vlhkých a zastíněných biotopech na okrajích jehličnatých lesů, zejména ve smrčinách (Hrouda, 2018), ve vyšších polohách s hojným výskytem mechu na kyselých i zásaditých půdách (Hejný, 1990). Jednokvítek velekvětý je rozšířen téměř po celé Evropě s výjimkou západní části, v Asii na Sibiři a Číně a v Severní Americe (Hejný, 1990)). U nás se vyskytuje roztroušeně až velmi vzácně ve středních polohách, častěji v podhorských až horských oblastech na Šumavě, v Krkonoších, Jeseníkách a Beskydech, vzácněji v Krušných horách (Web4). V ČR je jednokvítek velekvětý zařazen mezi kriticky ohrožené druhy naší



květeny (C1) a je zákonem chráněný (Grulich and Chobot, 2017). Na Slovensku je tento druh ohrožen méně, kde se řadí do kategorie málo dotčených druhů (Web3).

### 3. 3. Hruštice (*Orthilia*)

Hruštice je další monotypický rod čeledi *Pyrolaceae* s jediným zástupcem hruštice jednostranná (*Orthilia secunda*), u které se rozlišuje několik poddruhů. Hruštice jsou stálezelené byliny s hlavní oblastí výskytu v mírném a boreálním pásu severní polokoule (Hejný, 1990).

#### 3. 3. 1. Hruštice jednostranná (*Orthilia secunda*)

Hruštice jednostranná (Obr. 5) je stálezelená vytrvalá bylina dorůstající až 20 cm. Roste ve světlých vlhkých jehličnatých, nejčastěji borovicových, a listnatých lesích a na jejich okrajích s hojným výskytem mechu. Daří se jí hojně na kamenitých i na humus bohatých půdách, které mohou být kyselé i bazické (Hejný, 1990). Často roste na lokalitách pospolu s dalšími pyroloidy. Je zajímavé, že se často nachází na stejných stanovištích jako zimozelen okoličnatý (*Chimaphila umbellata*), který preferuje spíše sušší stanoviště. Roste téměř v celé Evropě, v Asii a Severní Americe (Web5). Roste roztroušeně až hojně po celém území České republiky, vzácněji v teplejších oblastech. Na východní Moravě a Slezsku v posledních letech značně ustoupila (Web6). Hruštice jednostranná je řazena mezi ohrožené druhy naší květeny (C3) (Grulich and Chobot, 2017).



**Obr. 5.** – Hruštice jednostranná (*Orthilia secunda*), foto: Christian Fischer (Web14)

### 3. 4. Hruštička (*Pyrola*)

Hruštička (*Pyrola*) je monofyletický rod čeledi *Pyrolaceae* obsahující asi 30 druhů hruštiček (Liu et al., 2010). Většina diverzity hruštiček je distribuována převážně v Severní Americe a východní Asii (Liu et al., 2014). V České republice se vyskytují pouze 4 druhy – hruštička menší (*Pyrola minor*), hruštička prostřední (*Pyrola media*), hruštička zelenokvětá (*Pyrola chlorantha*) a hruštička okrouhlolistá (*Pyrola rotundifolia*) (Hrouda, 2002). Jedná se o vytrvalé stálezelené byliny s listy v přízemní růžici s hlavní oblastí výskytu v mírném a boreálním pásmu severní polokoule s výraznou adaptací na chladná vysokohorská stanoviště. V nižších a teplejších oblastech se obvykle nevyskytují (Hejný, 1990).



**Obr. 6.** Hruštička menší (*Pyrola minor*), foto: BerndH (Web15)

### 3. 4. 1. Hruštička menší (*Pyrola minor*)

Hruštička menší (Obr. 6) je nízká stálezelení vytrvalá bylina. Je nejhojnějším zástupcem ze 4 druhů hruštiček rostoucí v České republice. Roste zejména ve polostinných jehličnatých, listnatých i smíšených rozvolněných lesích, na jejich okrajích nebo podél lesních cest (Hrouda, 2002). Hruštička menší má rozsáhlejší cirkumboreální areál, roste téměř v celé Evropě, Asii i Severní Americe. U nás se nachází roztroušeně od středních poloh až po horské oblasti, v nížinách vzácně, v teplejších oblastech chybí (Hejný, 1990). V ČR je hruštička menší řazena mezi ohrožené druhy naší květeny (C3) (Grulich and Chobot, 2017).

### 3. 4. 2. Hruštička prostřední (*Pyrola media*)

Hruštička prostřední (Obr. 7) je vytrvalá stálezelená bylina dorůstající až 25 cm. Roste v polostinných lesích a na okrajích lesa a v horských polohách i na smilkových loukách. Hruštička prostřední roste dosti vzácně zejména v horských oblastech Evropy a Asie (Hejný, 1990). U nás roste velmi vzácně ve středních polohách, podhorských a horských oblastech, vyskytuje se na Šumavě, v Krušných horách, Krkonoších, Lužických horách a Středočeské pahorkatině (Web7). V ČR je hruštička prostřední zařazena mezi silně ohrožené druhy naší květeny (C2), ale zákonem je chráněná jako kriticky ohrožený druh (Web8). Na Slovensku je tento druh ohrožen méně, kde se řadí do kategorie téměř ohrožených druhů (Web3).

### 3. 4. 3. Hruštička zelenokvětá (*Pyrola chlorantha*)

Hruštička zelenokvětá (Obr. 8) je vytrvalá bylina dorůstající až 25 cm. Roste v suchých a světlých lesích na písčitých a vápnitých půdách s hojným výskytem mechu, zvláště v borech a borových doubravách. Roste v Severní Americe, Asii a v Evropě v horských a chladnějších oblastech (Hejný, 1990). U nás se vyskytuje velmi vzácně ve středních polohách v okolí Brna a na Šumavě (Web9, Web10). V ČR je hruštička zelenokvětá řazena mezi kriticky ohrožené druhy naší květeny (C1) (Grulich and Chobot, 2017). Na Slovensku je tento druh ohrožen méně, kde se řadí do kategorie téměř ohrožených druhů (Web3).



**Obr. 7.** Hruštička prostřední (*Pyrola media*), foto: Pavel Novák (Web16)



**Obr. 8.** Hruštička zelenokvětá (*Pyrola chlorantha*), foto: Vladimír Nejeschleba (Web17)



#### 3. 4. 4. Hruštička okrouhlostá (*Pyrola rotundifolia*)

Hruštička okrouhlostá (Obr. 9) je vytrvalá stálezelená bylina dorůstající až 35 cm. Roste ve stinných jehličnatých i listnatých lesích s hojným výskytem mechu. Tento druh roste téměř v celé Evropě mimo nejjižnější část a v Asii (Hejný, 1990). U nás se vyskytuje roztroušeně až vzácně, nejčastěji ve středních polohách. V nižších polohách horských oblastí se nachází v Beskydech, Jeseníkách a na Šumavě (Web11). Často osidluje stanoviště v sukcesních stadiích např. odtěžené lomy (Web12). V ČR je hruštička okrouhlostá řazena mezi silně ohrožené druhy naší květeny (C2) (Grulich and Chobot, 2017).



**Obr. 9.** Hruštička okrouhlostá (*Pyrola rotundifolia*), foto: Aleš Zvára (Web18)

#### 3. 5. Shrnutí

Pyroloidy jsou poměrně variabilní skupina. Pyroloidy zahrnují poměrně malé druhy jako je jednokvíték velekvětý (*Moneses uniflora*), který dosahuje sotva 15 cm až po poměrně vysoké jako je hruštička okrouhlostá (*Pyrola rotundifolia*), která dorůstá až 35 cm. Většina pyroloidů kvete v červnu až srpnu, pouze jednokvíték velekvětý (*Moneses uniflora*) kvete již od května. Pyroloidy jsou rostliny přizpůsobené k životu v podrostu světlejších jehličnatých, listnatých nebo smíšených lesů nebo jejich okrajích v chladnějším podnebí s určitou preferencí jehličnatých borových a smrkových lesů. Jednotlivé druhy pyroloidů se mírně liší svými ekologickými nároky jako je vlhkost či půda s nízkým nebo vyšším obsahem živin. Pouze u jednokvítku velekvětého byla zjištěna významná specifita na konkrétní rody hub – *Tylospora* (kornatečka) a *Amphinema* (pavučiník). U ostatních druhů pyroloidů známe určité druhy hub, které jsou preferovány pro tuto čeleď (viz. kapitola 2. 4. Ektomykorhiza), ale neznáme konkrétní specifitu hub u jednotlivých druhů pyroloidů. Aktuální výskyt jednotlivých druhů v České republice je potřeba brát s určitou rezervou, protože aktuálních dat (za posledních 10 let) je velmi málo a je možné, že na některých stanovištích pyroloidy už vymizeli nebo jsou velmi vzácní a je obtížné jejich lokality najít. Nejdůležitější informace o jednotlivých pyroloidích jsou shrnuty v **Tab. 1**.

Druh	Výška rostlin [cm]	Doba kevetení	Ekologie	Rozšíření v ČR	Stupeň ohrožení
Zimozelen okoličnatý ( <i>Chimaphila umbellata</i> )	10-25	VI-VIII.	světlé jehličnaté lesy s dominancí borovice lesní na písčitých odvodněných půdách	zejména VKP Zimozelen u Plchůvek a okolí Brna	C1
Jednokvítěk velekvětý ( <i>Moneses uniflora</i> )	5-15	V-VII.(-VIII.)	vlhké zastíněné jehličnaté, zejména smrkové, lesy a jejich okraje na kyselých i zásaditých půdách	roztoušeně až velmi vzácně ve středních polohách, častěji v podhorských až horských oblastech na Šumavě, v Krkonoších, Jeseníkách a Beskydech, vzácněji v Krušných horách	C1
Hrušnice jednostranná ( <i>Orthilia secunda</i> )	10-25	VI-VII.	světlé vlhké jehličnaté (zejména borovicovité) i listnaté lesy s hojným výskytem mechu, roste i na humus bohatých půdách	roztoušeně až hojně po celém území České republiky, vzácněji v teplejších oblastech	C3
Hruštička menší ( <i>Pyrola minor</i> )	10-15(-20)	VI-VIII.	polostinné jehličnaté, listnaté i smíšené rozvolněné lesa, na jejich okrajích anebo podél cest	roztoušeně po celém území od středních poloh až po horské oblasti, v nížinách vzácně, v teplejších oblastech chybí	C3
Hruštička prostřední ( <i>Pyrola media</i> )	15-25(-30)	VI-VIII.	polostinné lesy a jejich okraje, horské polohy i smilkové louky	velmi vzácně ve středních polohách, podhorských a horských oblastech, vyskytuje se na Šumavě, v Krušných horách, Krkonoších, Lužických horách a Středočeské pahorkatině	C2
Hruštička zelenokvětá ( <i>Pyrola chlorantha</i> )	15-20(-25)	VI-VII.	suché a světlé lesy na písčitých a vápnitých půdách s hojným výskytem mechu, zvláště v bory a borové doubravy	velmi vzácně ve středních polohách v okolí Brna a na Šumavě	C1
Hruštička okrouhlolistá ( <i>Pyrola rotundifolia</i> )	20-30(-35)	VI-VIII.	stinné jehličnaté a listnaté lesy s hojným výskytem mechu	nižší polohy horských v Beskydech, Jeseníkách a na Šumavě	C2

**Tab. 1.** – Tabulka porovnávající výšku, dobu kvetení, ekologii, rozšíření v České republice a aktuální stupeň ohrožení pyroloidů u nás. Zpracováno podle (Hejný, 1990, Hrouda, 2002, Hrouda, 2018, Grulich and Chobot, 2017)

## 4. Kultivace in vitro

V minulosti bylo provedeno mnoho pokusů o kultivaci pyroloidů in vitro, ale většina z nich byla neúspěšná a nevedlo to k žádným jednoznačným výsledkům. Při kultivaci in vitro u pyroloidů, k vyklíčení docházelo obvykle během 4-8 měsíců po zasetí, a bylo dost nerovnoměrné a poměrně krátce po vyklíčení vzniklý semenáček přestával růst. Během pokusů kultivace in vitro docházelo k tvorbě kořínků, ale nikdy se jim nepodařilo, aby došlo k tvorbě pupenů a vznikla zelená nadzemní část rostliny (Fürth, 1920, Lück, 1940, Lihnell, 1942).

Teprve v nedávné studii (Figura et al., 2019) se podařilo úspěšně kultivovat všechny zástupce pyroloidů s vyvinutou zelenou nadzemní částí a popsát základní faktory ovlivňující klíčení pyroloidů v axenických in vitro podmínkách. Klíčivost semen u pyroloidů je pravděpodobně ovlivněna zejména fyzikální dormancí způsobenou osemením (testa), což dokazuje výrazné zvýšení klíčivosti u předem intenzivně chemicky ošetřených semen a dlouhou klíčivostí pozorovanou in situ (Johansson and Eriksson, 2013, Hashimoto et al., 2012, Johansson et al., 2017). Naopak gibereliny, které stimulují klíčení u mnoha jiných druhů rostlin (Shu et al., 2016), neměli u pyroloidů téměř žádný význam. Silný

inhibiční účinek na klíčivost pyroloidů má světlo. Růst sazenic byl podporován také komplexnějšími kultivačními medii, což by mohlo naznačovat potřebu určitých organických sloučenin, které jsou běžně v přírodě produkovány houbami (Figura et al., 2019). Tento pokrok v kultivaci in vitro u pyroloidů bude mít zásadní význam pro ochranu těchto rostlin, které z přírody značně vymizeli a možná i pro budoucí zpětnou reintrodukcii těchto rostlin do naší krajiny. Další významnou rolí je využití kultivace in vitro k pozorování fyziologických procesů pyroloidů jako je mixotrofie, která je stále intenzivně zkoumána.

## 5. Příčiny úbytku druhů a možnosti ochrany pyroloidů

Během posledního století došlo k rozsáhlému poklesu všech druhů pyroloidů po celém světě. Udává se, že v některých oblastech areálu pyroloidů vymizelo až 80 % jejich populace. V současné době se všechny pyroloidy řadí na seznam ohrožených nebo kriticky ohrožených druhů a jejich populace rychle klesají (Lundell et al., 2015). Jejich rychlý ústup je přisuzován zejména razantní změně lesního hospodářství během 20. století a zesílení vlivu člověka na dynamiku lesního společenstva. Došlo k omezení drobných zásahů člověka jako je občasné kácení a vliv pastvy na strukturu lesního společenstva. Moderní lesní hospodářství potlačuje některé přirozené procesy lesních ekosystémů jako jsou přirozené občasné lesní požáry (Ericsson et al., 2000). Moderní management, který podporuje intenzivní kácení, hnojení, odvodňování a výsadbu hustých monokulturních lesů, není vyhovující pro záchranu značně ubývajících pyroloidů (Östlund et al., 1997). Těžba dřeva negativně ovlivňuje druhovou rozmanitost ektomykorhizních symbiotických hub (Jones et al., 2003), které pyroloidy potřebují k životu. Používání dusíkatých hnojiv, zase zvyšuje příliv dusíku do lesního ekosystému, což má silný vliv na přítomnost pyroloidů, které jsou přizpůsobené na půdy s nízkým obsahem dusíku.

Kromě změn ve managementu obhospodařování lesa byl lesní ekosystém ovlivněn zvýšenými emisemi síry a dusíku. V důsledku neustále se zvyšujícího přísunu živin do půdy došlo k významné změně druhového složení lesního společenstva (Lundell et al., 2015). Druhy přizpůsobené na nízké koncentrace živin v půdě (zejména dusíku) byli postupně vytlačováni a nahrazováni druhy přizpůsobenými na půdy s vysokým obsahem živin v půdě (Kellner and Redbo-Torstensson, 1995). Tyto změny v hospodaření lesa a neustále se zvyšující vlivy člověka na přirozený ekosystém, které znevýhodňují druhy přizpůsobené na řidší porosty a na půdy s nízkým obsahem živin, měli za následek snížení populací lesních druhů (včetně pyroloidů) a ztrátu rozmanitosti lesního společenstva (Berg et al., 1994, Östlund et al., 1997).

Další významný faktor, který negativně ovlivňuje výskyt pyroloidů, je přítomnost konkurenčních druhů rostlin, zejména *Vaccinium myrtillus* (brusnice borůvka) a graminoidy. Přetrvání pyroloidů na lokalitách se zhoršujícími se podmínkami prostředí může být dáno jejich dlouhověkostí a schopností se klonálně rozmnožovat. Tyto faktory pravděpodobně zpomalují jejich úbytek, i když se nacházejí v nevyhovujícím prostředí a růst populace je již záporný (Lundell et al., 2015). K záchraně

pyroloidů bude potřeba přistoupit k opětovnému cílenému obhospodařování lesa s drobnými zásahy člověka jako je prosvětlování lokalit s výskytem pyroloidů a mírnou disturbancí k omezení konkurenčních rostlin. V blízkosti lokalit by se mělo zamezit používání těžké techniky a intenzivnější těžbě dřeva, aby nedocházelo k úbytku rozmanitosti ektomykorhizních symbiontů.

## 6. Diplomová práce

V rámci své diplomové práce bych se chtěl zaměřit na zmapování výskytu zimozelenu okoličnatého (*Chimaphila umbellata*) v České republice. Za posledních 20 let byl u nás zaznamenán asi na dvou desítkách lokalit, ale většina lokalit není nikým pravidelně navštěvována, takže se nevím, jestli na těch lokalitách stále vyskytuje nebo již vymizel. I na stanovištích, která se pravidelně kontrolují, jsou populace zimozelenu stále řidší a v brzké době může dojít k zániku těchto lokalit.

Mým cílem je navštívit všechny lokality v ČR, na kterých byl zimozelen okoličnatý v posledních 20-30 letech zaznamenán, zaznamenat počet populací a rostlin na stanovišti, jejich velikost, počet kvetoucích rostlin, zapsat výskyt ostatních rostlin v okolí zimozelenu ve čtvercích 5x5m a zjistit abiotické faktory stanovišť jako je množství dopadajícího záření a složení půdy. Abiotické faktory prostředí budu zjišťovat i na stanovištích, kde zimozelen okoličnatý již vymizel a budu schopen nalézt přesné místo jeho původního výskytu, pro porovnání s lokalitami, kde se stále vyskytuje. Zjištěná data abiotických podmínek využiji jako vysvětlující proměnné výšky rostlin, velikosti populací a počtu kvetoucích rostlin na různých lokalitách. V rámci obcházení lokalit chci nasbírat vzorky zimozelenu okoličnatého pro budoucí genetickou analýzu a zjištění rozmanitosti genetické variability zimozelenu, ale z časových důvodů to nebude součástí diplomové práce.

K zjištění přítomnosti symbiotických hub na lokalitách zimozelenu, bych využil metodu zakopání semenných balíčků. Hlavním předpokladem je, že semena bez symbiotických hub nedokážou v přirozeném prostředí vyklíčit. To znamená, že v případě vyklíčení semen zimozelenu, je symbiotická houba přítomna. Ale zásadním problémem v tomto pokusu je nízká a dlouhá doba klíčivosti semen zimozelenu, což vyvolává otázku, zda za dobu diplomové práce bude stačit k zjištění plnohodnotných výsledků nebo budou zkresleny nedostatečnou dobou na vyklíčení. Proto by možná stálo za úvahu, semena nejdříve ošetřit chemicky pomocí chlornanu sodného a kyseliny sírové k narušení tvrdého osemení, což bylo vyzkoušeno in vitro v práci (Figura et al., 2019), ale hlavním problémem je, že netušíme, jak to ovlivní přítomnost kolonizovaných hub. Dále není známo, jak k dochází ke kolonizaci semen symbiotickou hubou. Jestli symbiotická houba aktivně narušuje osemení nebo ne. Anebo jestli zde dochází ještě k dalším interakcím mezi semenem a houbou např. stimulace klíčení chemickými signály hub. Tato metoda k zjišťování přítomnosti symbiotických hub má dost zásadních nevýhod, proto se bude potřeba nad konkrétní podobou tohoto pokusu ještě pořádně zamyslet.

## Závěr

Pyroloidy jsou stálezelené byliny nebo polokeře s velmi specifickou ekologií. Osidlují především rozvolněné jehličnaté, listnaté nebo smíšené lesy anebo lesní okraje. K vyklíčení potřebují specifické mykorhizní symbionty a v dospělosti přecházejí a autotrofii nebo mixotrofii kromě *P. aphylla*. Tyto specifické ekologické nároky, zásahy člověka do přirozeného rozvoje lesa a změna lesního hospodářství měli významný vliv na rychlý úbytek pyroloidů po celém světě. V současné době sázené a již vysazené obvykle husté monokulturní lesy nepředstavují vhodná stanoviště k osídlení pyroloidy. Zapojení těžké techniky, těžba dřeva a zvýšené emise síry a dusíku přispěly k značnému úbytku jejich přirozených mykorhizních symbiontů, které potřebují v rané fázi života k zisku uhlíkatých látek. Tyto lidské činnosti měli za následek rychlého úbytku všech druhů pyroloidů až se ocitli téměř na hranici vyhynutí.

Teprve nedávno se výzkumné práce začali více zaměřovat na nedostatečně probádané pyroloidy. Začala se podrobněji zkoumat jejich ekologie, mykorhizní symbióza a mixotrofie k pochopení příčin jejich rychlého a velkého úbytku v průběhu posledního století. Zároveň se začaly zkoumat možnosti jejich ochrany, aby nedošlo k úplnému vyhynutí těchto ohrožených nebo kriticky ohrožených druhů. I přes značné množství studií zabývajících se mykorhizní symbiózou a mixotrofií pyroloidů, toho stále mnoho neví. Pyroloidy tvoří zejména tři druhy ektomykorhizní symbiózy – arbutoidní, erikoidní a ektomykorhizní. Byli také zjištěny určité preference ektomykorhizních rodů hub např. *Russula* (holubinka), *Cortinarius* (pavučinec), *Inocybe* (vláknice), *Tomentella* (vatička) a *Piloderma* (kornatečka). Podle posledních zjištěných výsledků se zdá, že mixotrofie je hojně využívána u rodů hruštička (*Pyrola*) a hrušnice (*Orthilia*), ale má poměrně malý význam pro rody zimozelen (*Chimaphila*) a jednokvítek (*Moneses*), což nám fylogeneze pyroloidů potvrzuje.

Současný výskyt pyroloidů v České republice je dosti neprozkoumaný, a proto je potřeba těmto druhům začít věnovat větší pozornost a prozkoumat současný výskyt těchto ohrožených druhů. Během posledních deseti let byl výskyt jednotlivých druhů pyroloidů spíše mizivý a na místech, kde byly nalezeny stejně postupem času vymizely nebo jsou na ústupu. Bez znalosti aktuálního rozšíření pyroloidů u nás, by nebylo možné přistoupit k řádné ochraně těchto druhů.

V současnosti přibývají neustále nové poznatky o pyroloidech v oblasti jejich ekologie, mykorhizní symbiózy, mixotrofie a možnostech jejich kultivace. Stále není známo dostatek informací o životním cyklu pyroloidů, ale i přes značný úbytek jejich početnosti a s dalším výzkumy zabývajících se pyroloidy, bude možné navrhnout efektivnější řešení pro ochranu jejich již existujících stanovišť a zabránit jejich dalšímu úbytku nebo dokonce úplnému vyhynutí pyroloidů, a případně je i navrátit na stanoviště, kde již vyhynuli.

## Použitá literatura

- Alizadeh O. 2011. Mycorrhizal symbiosis. *Advanced Studies in Biology*, **3**: 273-281.
- Anderberg AA. 1993. Cladistic interrelationships and major clades of the *Ericales*. *Plant Systematics and Evolution*, **184**: 207-231.
- Bajwa R, Abuarghub S, Read DJ. 1985. The biology of mycorrhiza in the *Ericaceae*. *New Phytologist*, **101**: 469-486.
- Berg A, Ehnstrom B, Gustafsson L, Hallingback T, Jonsell M, Weslien J. 1994. Threatened Plant, Animal, and Fungus Species in Swedish Forests: Distribution and Habitat Associations. *Conservation Biology*, **8**: 718-731.
- Bidartondo MI, Burghardt B, Gebauer G, Bruns TD, Read DJ. 2004. Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271**: 1799-1806.
- Bruns TD, Bidartondo MI, Taylor DL. 2002. Host Specificity in Ectomycorrhizal Communities: What Do the Exceptions Tell Us? 1. *Integrative and Comparative Biology*, **42**: 352-359.
- Cairney JWG, Burke RM. 1998. Extracellular enzyme activities of the ericoid mycorrhizal endophyte *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf & Kernan: their likely roles in decomposition of dead plant tissue in soil. *Plant and Soil*, **205**: 181-192.
- Cairney JWG, Meharg AA. 2003. Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions. *European Journal of Soil Science*, **54**: 735-740.
- Christoph H. 1921. Untersuchungen über mykotrophen Verhältnisse der 'Ericales' und die Keimung von Pirolaceen. *Beihefte Botanisches Centralblatt*, **38**: 115-157.
- Cronquist A, Takhtadzhian AL. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*: Columbia university press.
- Drude O. 1889. *Pirolaceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien*, **4**: 3-11.
- Ericsson S, Östlund L, Axelsson A-L. 2000. A forest of grazing and logging: Deforestation and reforestation history of a boreal landscape in central Sweden. *New Forests*, **19**.
- Facelli E, Smith SE, Smith FA. 2009. Mycorrhizal symbiosis - overview and new insights into roles of arbuscular mycorrhizas in agro- and natural ecosystems. *Australasian Plant Pathology*, **38**: 338-344.
- Figura T, Tylova E, Soch J, Selosse MA, Ponert J. 2019. In vitro axenic germination and cultivation of mixotrophic *Pyroloideae* (*Ericaceae*) and their post-germination ontogenetic development. *Annals of Botany*, **123**: 625-639.
- Freudenstein JV. 1999. Relationships and character transformation in *Pyroloideae* (*Ericaceae*) based on ITS sequences, morphology, and development. *Systematic Botany*, **24**: 398-408.
- Freudenstein JV, Broe MB, Feldenkris ER. 2016. Phylogenetic relationships at the base of *Ericaceae*: Implications for vegetative and mycorrhizal evolution. *Taxon*, **65**: 794-804.
- Fürth P. 1920. *Zur Biologie und Mikrochemie einiger Pirola-Arten*: éditeur non identifié.
- Gianinazzi-Pearson V, Diem HG. 1982. *Endomycorrhizae in the tropics*. Springer Netherlands.
- Gulich V, Chobot K. 2017. Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Cévnaté rostliny. *Red List of Threatened Species of the Czech Republic. Vascular Plants*.
- Hashimoto Y, Fukukawa S, Kunishi A, Suga H, Richard F, Sauve M, Selosse MA. 2012. Mycoheterotrophic germination of *Pyrola asarifolia* dust seeds reveals convergences with germination in orchids. *New Phytologist*, **195**: 620-630.
- Havskum H, Riemann B. 1996. Ecological importance of bacterivorous, pigmented flagellates (mixotrophs) in the Bay of Aarhus, Denmark. *Marine Ecology Progress Series*, **137**: 251-263.
- Hejný S. 1990. *Květena České republiky 2: Flora of the Czech Republic 2*: Academia.
- Holen L. 2014. Root associated fungi on *Chimaphila umbellata* in south-eastern Norway.
- Hrouda L. 2002. *Klíč ke květeně České republiky*: Academia.
- Hrouda L. 2018. *Rostliny naší přírody: štětcem Anny Skoumalové, perem Lubomíra Hroudý*. Praha: Academia.

- Hynson NA, Bidartondo MI, Read DJ. 2015. Are there geographic mosaics of mycorrhizal specificity and partial mycoheterotrophy? A case study in *Moneses uniflora* (Ericaceae). *New Phytologist*, **208**: 1003-1007.
- Hynson NA, Preiss K, Gebauer G, Bruns TD. 2009. Isotopic evidence of full and partial mycoheterotrophy in the plant tribe *Pyroleae* (Ericaceae). *New Phytologist*, **182**: 719-726.
- Hynson NA, Weiß M, Preiss K, Gebauer G, Treseder KK. 2013. Fungal host specificity is not a bottleneck for the germination of *Pyroleae* species (Ericaceae) in a Bavarian forest. *Molecular Ecology*, **22**: 1473-1481.
- Isogai N, Yamamura Y, Mariko S, Nakano T. 2003. Seasonal pattern of photosynthetic production in a subalpine evergreen herb, *Pyrola incarnata*. *Journal of Plant Research*, **116**: 199-206.
- Johansson V, Mikusinska A, Ekblad A, Eriksson O. 2014. Partial mycoheterotrophy in *Pyroleae*: nitrogen and carbon stable isotope signatures during development from seedling to adult. *Oecologia*, **177**.
- Johansson VA, Bahram M, Tedersoo L, Koljalg U, Eriksson O. 2017. Specificity of fungal associations of *Pyroleae* and *Monotropa hypopitys* during germination and seedling development. *Molecular Ecology*, **26**: 2591-2604.
- Johansson VA, Eriksson O. 2013. Recruitment limitation, germination of dust seeds, and early development of underground seedlings in six *Pyroleae* species. *Botany-Botanique*, **91**: 17-24.
- Jones M, Durall D, Cairney J. 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist*, **157**: 399-422.
- Kaplan Z, Danihelka J. 2019. *Klíč ke květeně České republiky*: Academia.
- Kellner O, Redbo-Torstensson P. 1995. Effects of Elevated Nitrogen Deposition on the Field-Layer Vegetation in Coniferous Forests. *Ecological Bulletins*: 227-237.
- Kerley SJ, Read DJ. 1997. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. *New Phytologist*, **136**: 691-701.
- Knudsen J, Olesen J. 1993. Buzz-Pollination and Patterns in Sexual Traits in North European Pyrolaceae. *American Journal of Botany - Amer J Bot*, **80**.
- Lallemant F, Puttsepp U, Lang M, Luud A, Courty PE, Palancade C, Selosse MA. 2017. Mixotrophy in *Pyroleae* (Ericaceae) from Estonian boreal forests does not vary with light or tissue age. *Annals of Botany*, **120**: 361-371.
- Leake JR. 1994. The biology of myco-heterotrophic (saprophytic) plants. *New Phytologist*, **127**: 171-216.
- Leake JR. 2004. Myco-heterotroph/epiparasitic plant interactions with ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Opinion in Plant Biology*, **7**: 422-428.
- Lihnell D. 1942. *Keimungsversuche mit Pyrolasamen*. Uppsala: Acta Universitatis Upsaliensis.
- Liu ZW, Jolles DD, Zhou J, Peng H, Milne RI. 2014. Multiple origins of circumboreal taxa in *Pyrola* (Ericaceae), a group with a Tertiary relict distribution. *Annals of Botany*, **114**: 1701-1709.
- Liu ZW, Wang ZH, Zhou J, Peng H. 2011. Phylogeny of *Pyroleae* (Ericaceae): implications for character evolution. *Journal of Plant Research*, **124**: 325-337.
- Liu ZW, Zhao QR, Zhou J. 2013. A test of four candidate barcoding markers for the identification of geographically widespread *Chimaphila* species (*Pyroleae*, Ericaceae). *Acta Botanica Gallica*, **160**: 11-17.
- Liu ZW, Zhou J, Liu ED, Peng H. 2010. A molecular phylogeny and a new classification of *Pyrola* (*Pyroleae*, Ericaceae). *Taxon*, **59**: 1690-1700.
- Lundell A, Cousins SAO, Eriksson O. 2015. Population size and reproduction in the declining endangered forest plant *Chimaphila umbellata* in Sweden. *Folia Geobotanica*, **50**: 13-23.
- Lück R. 1940. Zur Biologie der heimischen Pirola-arten. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*, **71** : 300-334.
- Massicotte HB, Melville LH, Tackaberry LE, Peterson RL. 2008. A comparative study of mycorrhizas in several genera of *Pyroleae* (Ericaceae) from western Canada. *Botany*, **86**: 610-622.
- Matsuda Y, Shimizu S, Mori M, Ito S, Selosse MA. 2012. Seasonal and environmental changes of mycorrhizal associations and heterotrophy levels in mixotrophic *Pyrola japonica* (Ericaceae) growing under different light environments. *Am J Bot*, **99**: 1177-88.

- Merckx V. 2012.** *Mycoheterotrophy: The biology of plants living on fungi*. Leiden: Springer Science & Business Media.
- Myers MD, Leake JR. 1996.** Phosphodiesterases as mycorrhizal P sources. *New Phytologist*, **132**: 445-451.
- Rasmussen HN, Rasmussen FN. 2009.** Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style. *Oikos*, **118**: 334-345.
- Rose JP, Kleist TJ, Lofstrand SD, Drew BT, Schonenberger J, Sytsma KJ. 2018.** Phylogeny, historical biogeography, and diversification of angiosperm order *Ericales* suggest ancient Neotropical and East Asian connections. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **122**: 59-79.
- Östlund L, Zackrisson O, Axelsson A-L. 1997.** The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research-revue Canadienne De Recherche Forestiere - Can J For Res*, **27**: 1198-1206.
- Schwery O, Onstein RE, Bouchenak-Khelladi Y, Xing YW, Carter RJ, Linder HP. 2015.** As old as the mountains: the radiations of the *Ericaceae*. *New Phytologist*, **207**: 355-367.
- Selosse MA, Roy M. 2009.** Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends in Plant Science*, **14**: 64-70.
- Shu K, Liu XD, Xie Q, He ZH. 2016.** Two Faces of One Seed: Hormonal Regulation of Dormancy and Germination. *Molecular Plant*, **9**: 34-45.
- Smith SE. 2008.** *Mycorrhizal symbiosis* / Sally E. Smith and David Read. Amsterdam ; Boston: Academic Press.
- Stevens PF. 1971.** Classification of the *Ericaceae* - subfamilies and tribes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **64**: 1-&.
- Tedersoo L, Pellet P, Koljalg U, Selosse MA. 2007.** Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understorey *Ericaceae* and *Orchidaceae*: ecological evidence for mixotrophy in *Pyroleae*. *Oecologia*, **151**: 206-217.
- Tsuyuzaki S, Hase A, Niinuma H. 2005.** Distribution of different mycorrhizal classes on Mount Koma, northern Japan. *Mycorrhiza*, **15**: 93-100.
- Zimmer K, Hynson NA, Gebauer G, Allen EB, Allen MF, Read DJ. 2007.** Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyrolids and monotropoids (*Ericaceae*) and in orchids. *New Phytologist*, **175**: 166-175.
- Zobel DB, Antos JA. 1987.** Composition of rhizomes of forest herbaceous plants in relation to morphology, ecology and burial by tephra. *Botanical Gazette*, **148**: 490-500.

## Webové zdroje

Všechny uvedené webové zdroje jsou platné k 19. 4. 2021.

Web1: [https://pladias.cz/taxon/distribution/Chimaphila\\_umbellata](https://pladias.cz/taxon/distribution/Chimaphila_umbellata)

Web2: [https://portal.nature.cz/publik\\_syst/nd\\_nalez-public.php?idTaxon=37650](https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=37650)

Web3: <https://botany.cz/cs/ohrozene-rastliny-slovenska/>

Web4: [https://portal.nature.cz/publik\\_syst/nd\\_nalez-public.php?idTaxon=38293](https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=38293)

Web5: <https://www.inaturalist.org/taxa/78288-Orthilia-secunda>

Web6: [https://portal.nature.cz/publik\\_syst/nd\\_nalez-public.php?idTaxon=38514](https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=38514)

Web7: [https://portal.nature.cz/publik\\_syst/nd\\_nalez-public.php?idTaxon=39072](https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=39072)

Web8: <https://botany.cz/cs/pyrola-media/>

Web9: [https://portal.nature.cz/publik\\_syst/nd\\_nalez-public.php?idTaxon=39070](https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=39070)

Web10: [https://www.florasilvaegabretae.eu/taxon/info/Pyrola\\_chlorantha](https://www.florasilvaegabretae.eu/taxon/info/Pyrola_chlorantha)



Web11: [https://portal.nature.cz/publik\\_syst/nd\\_nalez-public.php?idTaxon=39077](https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=39077)

Web12: <https://botany.cz/cs/pyrola-rotundifolia/>

Web13: <https://botany.cz/cs/moneses-uniflora/>

Web14: <https://en.wikipedia.org/wiki/Orthilia>

Web15: [https://commons.wikimedia.org/wiki/Pyrola\\_minor](https://commons.wikimedia.org/wiki/Pyrola_minor)

Web16: [https://pladias.cz/taxon/pictures/Pyrola media - image1](https://pladias.cz/taxon/pictures/Pyrola_media_-_image1)

Web17: [https://pladias.cz/taxon/overview/Pyrola chlorantha](https://pladias.cz/taxon/overview/Pyrola_chlorantha)

Web18: [https://pladias.cz/taxon/pictures/Pyrola rotundifolia - image1](https://pladias.cz/taxon/pictures/Pyrola_rotundifolia_-_image1)